Rev. Écol. Biol. Sol, 1985, **22** (3) : 381-402.

Sur la signification adaptative de l'architecture cuticulaire chez les Collemboles Arthropléones

PAR

P. CASSAGNAU et F. LAUGA-REYREL

UA 333 du CNRS, Laboratoire d'Écobiologie des Arthropodes édaphiques, U.P.S. 118, route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex

Synopsis: First, the authors describe the principal components of different cuticles in the Arthropleona Collembola. They explain relationship between cuticular organization and ecological factors in a number of examples. These structures have an adaptative significance.

Keywords: Collembola, cuticle, ecological adaptation.

INTRODUCTION

L'étude en microscopie optique de la morphologie externe des Collemboles avait depuis longtemps révélé le caractère granuleux du tégument de nombreuses espèces. L'analyse en microscopie électronique de la cuticule de *Podura aquatica* faite en 1963 par NOBLE-NESBITT montre en réalité chez cette espèce l'existence de deux types de « tubercules », *minor* et *major*, que la microscopie à balayage confirmera.

Les premières photos de l'ornementation épicuticulaire du genre *Onychiurus* paraissent en 1966.

Cette étude de HALE et SMITH sera suivie d'une série de travaux dont celui de MASSOUD (1969) qui propose la nomenclature en « grain primaire » et « grain secondaire » adoptée aujourd'hui par la plupart des auteurs.

Le développement autour des années 70 de la microscopie à balayage va permettre une meilleure connaissance de l'architecture cuticulaire de très nombreuses espèces et révéler une variété considérable de structures, sans commune mesure avec ce qui était connu chez les Ptérygotes.

Reçu le 3-6-85.
Accepté le 13-9-85.

La facilité des manipulations va conduire à la publication de centaines de photos dans un but essentiellement descriptif (quand ce n'est pas à des fins purement décoratives...). Les morphologistes et les systématiciens sont évidemment les plus nombreux à s'intéresser à ces structures, susceptibles de devenir de bons caractères systématiques, voir même de nouveaux fils conducteurs dans le cadre des recherches phylogénétiques. Cependant rares sont les travaux qui confrontent cette architecture cuticulaire aux données écologiques et biologiques rassemblées sur les espèces.

Nous aborderons ici ce problème en nous limitant à l'ensemble des Arthropléones qui nous montre le mieux l'évolution continue permettant de passer d'un type d'ornementation à l'autre et chez lesquels les données écologiques sont les plus nombreuses.

Chez les Symphypléones, les choses sont plus complexes du fait de la diversification poussée de la microsculpture épicuticulaire. Lors d'une éventuelle utilisation des critères cuticulaires dans la recherche de liens phylogénétiques, il convient de faire preuve de la plus grande prudence ici aussi, et nous ne pouvons que souscrire aux recommandations formulées récemment à ce sujet par nos collègues spécialistes de ce groupe (BETSCH et BETSCH-PINOT, 1984).

L'étude morphologique comparée du tégument fait apparaître trois niveaux de complexité que nous décrirons tout d'abord, chacun des niveaux intégrant l'architecture du niveau précédent.

I. — LES DIFFÉRENTS TYPES DE GRAINS CHEZ LES ARTHROPLÉONES

A) **Téguments à grain épicuticulaire primaire seul.**

Le type de base correspond à un agencement en couronne de six grains élémentaires triangulaires supportés par des piliers et reliés entre eux par des ponts. Il a été maintes fois décrit, en particulier dans le travail de MASSOUD et BARRA (1980) auquel nous renvoyons le lecteur pour plus de détails. La régularité de l'agencement est variable, avec des déformations sporadiques mais toujours limitées à certaines zones du corps. C'est un type que l'on trouve chez tous les collemboles au moins sur quelques plages tégumentaires. Il couvre les zones tergales de la grande majorité des Entomobryens s. str. (tous les Entomobryomorphes autres que les Isotomidae, et quelques formes de cette dernière famille, comme *Axelsonia* ou *Isotomurus*). Chez les Poduromorphes, dans l'état actuel de nos connaissances il n'est généralisé sur la face dorsale que chez les *Xenylla* du type *maritima* (cf. plus bas).

C'est à partir de ce type de base que peuvent facilement se comprendre les types qui en dérivent.

— Par élargissement du grain tégumentaire et raccourcissement des ponts il y a réduction considérable de l'alvéole central *(Vertagopus)*.

— La soudure, çà et là, des grains d'une même couronne forme un anneau continu *(Folsomia brevicauda)*.

— Par tassement des grains qui deviennent quadrangulaires (peut être par soudure de deux grains triangulaires, comme le suggèrent LAWRENCE et MASSOUD 1973 ?), on passe à un recouvrement pavimenteux où les alvéoles ont tendance à

disparaître. C'est le type le plus fréquent chez les Isotomidae (*Anurophorus, Isotomodes, Folsomides, Isotoma, Folsomia candida*...).

— L'hypertrophie d'un grain primaire, çà et là, sans surélévation du tégument se rencontre chez *Proctostephanus stuckeni* (POINSOT et DALLAI, 1970).

— La soudure de plusieurs grains en plaques polygonales irrégulières avec disparition des alvéoles est caractéristique des *Tetracanthella* où les limites entre les polygones forment un réseau de couloirs étroits (Pl. I, E).

— La généralisation des soudures conduit à la formation de plages lisses limitées sur les tergites (*Tetracanthella* du groupe *wahlgreni*) ou généralisées (*Uzelia, Cliforga*) (Pl. I, F).

Pour qui est quelque peu familiarisé avec l'écologie des Isotomidae, il ne fait pas de doute que l'hypertrophie du grain primaire et les phénomènes de soudures se rencontrent essentiellement chez les formes à tendance épigée ou xérophiles. Nous reviendrons plus bas sur ce problème.

B) **Grain secondaire formé par surélévation de la cuticule.**

1) Le type classique voit l'épaississement d'un à 3 grains par rosette de type 6, plusieurs couronnes pouvant s'associer côte à côte au sommet d'une surélévation de la cuticule formant une sorte de cloque hémisphérique ou conique (Pl. I, A). Ce grain secondaire a été décrit en détail par MASSOUD (1969). Il correspond aux granules vus en microscopie optique par les anciens auteurs et se rencontre chez presque tous les Poduromorphes, au moins sur la face dorsale. Chez les Entomobryomorphes Isotomidae, il n'existe que chez *Jestella, Pachyotoma, Coloburella* (Pl. II C) (cf. plus bas).

— Une exagération de la surélévation du tégument conduit à un grain secondaire en doigt de gant (certains Odontellidae), très souvent plus fort sur des polygones centrés sur les bases des macrochètes (chez la plupart des Neanurinae) (Pl. III, B).

— Un grain secondaire classique peut se former à partir d'un tégument à grain primaire pavimenteux chez des Poduromorphes atmophiles comme : *Hypogastrura socialis, meridionalis, Podura aquatica, Tetrodontophora bielanensis.*

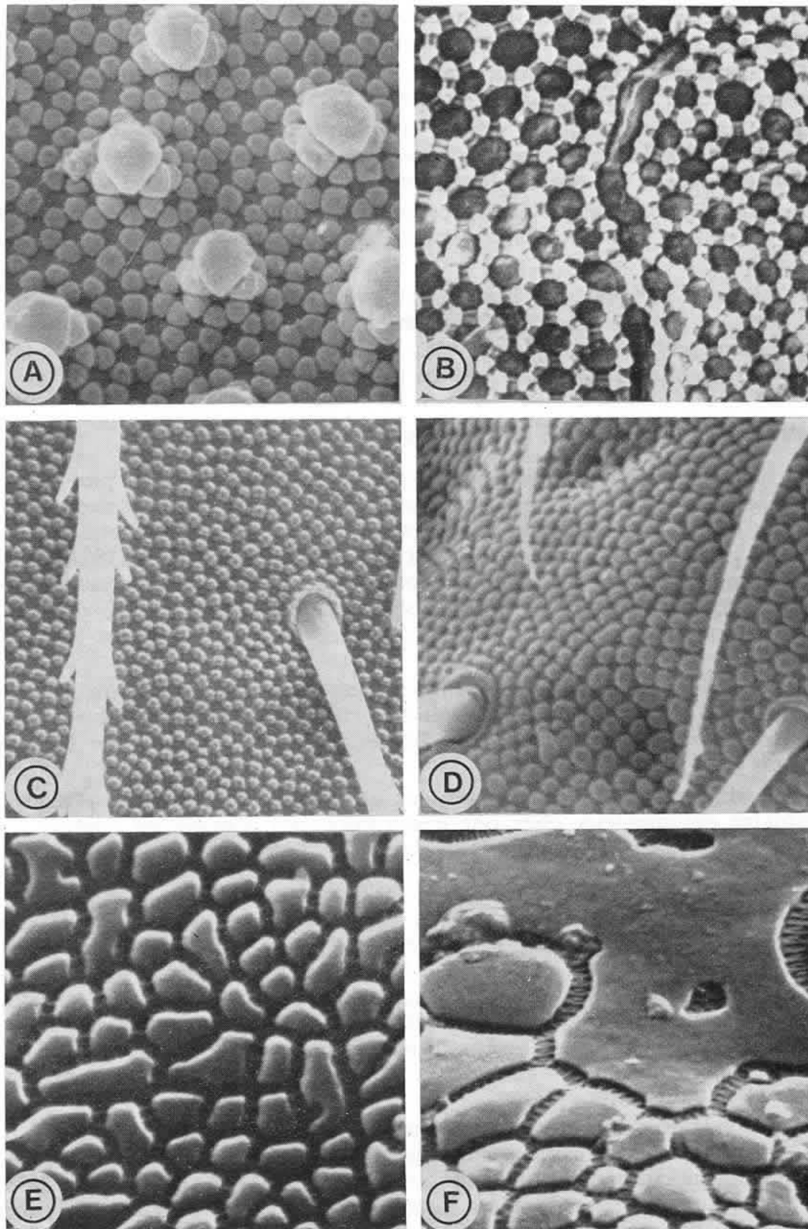
2) Grain secondaire compact et grain secondaire géant.

Chez certains Neanurinae himalayens (*Himalmeria, Nepalimeria*) (CASSAGNAU, 1984), le grain secondaire formé à partir d'un grain primaire pavimenteux très serré, devient compact et hémisphérique (Pl. III, C) ; ses parois sont épaissies et la lumière centrale est réduite à un fin canal, par épaississement de la procuticule, surtout sur les tergites. Chez les *Synameria* et les *Singalimeria* le grain secondaire devient géant, toujours à partir d'un grain primaire pavimenteux (Pl. III, D, E). Son apex cratériforme est rebordé d'un anneau sclérifié de structure variable (CASSAGNAU et LAUGA-REYREL, 1984).

Il peut apparaître aussi des soulèvements composites du tégument, parfois plus ou moins méandriniformes chez les Odontellidae, les Caputanurinae (LEE, 1983), les Pseudachorutinae comme *Gamachorutes* (Pl. III, A) (CASSAGNAU, 1978). Ces papilles peuvent prendre naissance à partir d'un grain primaire pavimenteux (*Odontella nana* par exemple).

C) **Grain tertiaire et réticulations.**

L'association à leur base de plusieurs grains secondaires de type Neanurien forme un grain tertiaire qui peut pendre un grand développement sur les tubercules des genres les plus évolués de certaines lignées de Neanurinae (*Monobella, Bilobella, Australonura, Americanura*...), où il se surélève en papilles cylindriques



PL. I : A, *Hypogastrura boldorii*, forme A. Tégument des tergites abdominaux montrant le grain secondaire formé par hypertrophie du grain primaire de type primitif (× 39000). B, *Xenylla maritima*. Grain primaire seul à alvéoles largement développés (× 11000). C, *Isotomurus palustris*, forme A. Grain primaire en rosettes de 5 ou 6 (× 11000). D, *I. palustris*, forme B écomorphique à grain primaire pavimenteux (× 11000). E, *Tetracanthella* cf. *afurcata*. Aires polygonales issues de la soudure de grains primaires entre eux (× 11000). F, *Tetracanthella* cf. *pyrenaica*, aires polygonales passant à des plages lisses, séparées par des couloirs en réseau (× 11000). (A : cliché CASSAGNAU - MASSOUD, d'après CASSAGNAU, 1977 ; B, C, D : clichés LAUGA ; E, F : clichés DEHARVENG).

composites qui voisinent avec le grain secondaire classique. Les grains tertiaires sont parfois délimités en profondeur par les réticulations du tégument, constituant les « tubercules élémentaires » des systématiciens (Pl. III, F).

Cette disposition « en bouquet » de grains secondaires se rencontre çà et là chez certains Hypogastruridae (dans le genre *Triacanthella* par exemple).

Chez les Neanurinae et dans quelques genres étrangers à ce groupe, apparaissent en profondeur des réticulations par épaississement de la procuticule. Ces épaississements peuvent être à l'origine d'un endosquelette superficiel décrit récemment chez *Monobella grassei* (Cassagnau et Lauga-Reyrel, 1984).

II. — LA SIGNIFICATION ADAPTATIVE DU GRAIN TÉGUMENTAIRE DANS LES POPULATIONS NATURELLES

Les tentatives d'utiliser le grain tégumentaire à des fins phylogénétiques ne datent pas d'aujourd'hui. Déjà en 1900, Willem rattachait les *Tetracanthella* aux Poduromorphes sur le caractère granuleux du tégument, confondant les aires polygonales lisses de ces animaux et le grain secondaire des Poduromorphes, et ignorant le *Proisotoma crassicauda* de Tullberg.

Trois types d'indices peuvent cependant nous rendre méfiants quant à la valeur phylogénétique des structures cuticulaires :

— Le fait que le type de grain varie très souvent sur un même individu suivant la région du corps examinée, ces variations étant parfois continues. A cet égard, il est regrettable que la plupart des études en microscopie à balayage n'aient jamais envisagé l'analyse exhaustive d'une espèce, mais se soient contentées de portions plus ou moins développées de tel ou tel tergite.

— Le fait qu'au sein de genres bien définis et manifestement homogènes on puisse retrouver des types variés d'une espèce à l'autre : *Folsomia, Proctostephanus, Isotoma, Tetracanthella, Hypogastrura, Xenylla*...

— Bien entendu aussi le fait qu'un même type de grain puisse se rencontrer chez des organismes manifestement très éloignés les uns des autres dans le schéma évolutif du groupe : grain primaire pavimenteux des *Odontella, Nepalimeria, Folsomia, Isotoma*... ; grain secondaire différencié chez les Poduromorphes, les *Jestella, Actaletes, Dicyrtoma*...

En fait le grain de base triangulaire en rosettes de 6 éléments peut être considéré comme le moins spécialisé ; il existe chez tous les Collemboles, ne serait-ce que sur certains organes (zones ventrales périgénitales, base de la griffe, du mucron...). Il représente le stade plésiomorphique primitif et n'a donc guère de signification phylétique. Il persiste sans modifications importantes sur les tergites des Entomobryomorphes non Isotomidae chez lesquels l'évolution adaptative fait apparaître des caractères apomorphiques touchant le recouvrement en soies et écailles, ce qui déplace en quelque sorte le problème de la protection tégumentaire vers des solutions à base de phanères chez la plupart des formes de l'atmobios.

Les stades ultérieurs dérivés ne montrent pas plus de valeur phylétique. L'apparition du grain primaire pavimenteux se produit, comme nous l'avons vu çà et là. Il est toujours l'indice d'une meilleure adaptation aux modes de

vie xérophile, atmophile ou franchement épigé. La différenciation du grain secondaire semble au premier abord mieux correspondre à la subdivision entre Poduromorphes et Entomobryomorphes. Nous verrons plus loin ce qu'il faut en penser.

La combinaison de ces deux caractères apomorphiques est une démonstration de leur non signification phylétique : on les retrouve combinés chez des espèces aussi peu affines que *Podura aquatica, Hypogastrura socialis, Nepalimeria dal, Tetrodontophora bielanensis, Odontella nana, Stenacidia hystrix, Sminthurinus aureus...*

Si l'on est en droit de penser que la différenciation de l'architecture cuticulaire ne correspond guère à un processus strictement phylétique, qu'en est-il de sa signification adaptative ? Deux types d'analyse nous apportent de sérieux arguments pour replacer le problème tégumentaire au niveau écophysiologique : l'écologie de la répartition des espèces en « discordance » au sein de leur groupe taxonomique, d'une part, l'analyse de la malléabilité du tégument au cours du cycle biologique des espèces, d'autre part.

Si l'on considère de façon un peu schématique que le grain secondaire caractérise l'ensemble des Poduromorphes, son absence la famille des Isotomidae, un argument de poids peut être tiré de l'analyse des espèces ou genres qui ne sont pas « à leur place » dans ce système : Poduromorphes sans grain secondaire, et Isotomidae à grain secondaire différencié.

— Les *Xenylla :*

La phylogénie des *Xenylla* est étudiée de façon approfondie depuis de nombreuses années par notre collègue da Gama. Un certain nombre de lignées évolutives ont été dégagées sur toute la planète grâce à la comparaison minutieuse de caractères chétotaxiques qu'il n'y a pas lieu de détailler ici.

D'autre part, c'est le seul genre de Poduromorphes à présenter des espèces normalement dépourvues de grain secondaire (Pl. I, B). C'est aussi le genre d'Hypogastruridae qui offre la fourchette écologique la plus décalée vers les biotopes de type extrême (forte anectothermie et forte anectohygrie sensu TRAVÉ, 1963). Il n'y a manifestement aucune corrélation entre les lignées phylétiques et le type de grain tégumentaire.

Par contre l'analyse précise de l'écologie des diverses espèces du Sud-Ouest de la France montre que la répartition des formes à grain primaire seul et de celles à grain secondaire ne se fait pas au hasard. Les espèces du 1er type se cantonnent dans les biotopes relativement plus secs que les faciès hébergeant les espèces du 2e type. Les exemples sont nombreux :

• Dans les bois de la région toulousaine, *Xenylla brevisimilis* (I) colonise les futaies sèches sur les terrasses de la Garonne (forêt de Bouconne par exemple) alors que *X. grisea* et *X. tullbergi* (II) se cantonnent dans les vallons à chênaie humide (bois de Preissac, CASSAGNAU, 1974 a).

• Dans la Montagne Noire (CASSAGNAU, 1965) toute l'écologie des Collemboles édaphiques est réglée par l'opposition classique d'un versant méditerranéen chaud et sec et d'un versant atlantique nord et nord-ouest soumis au climat océanique et caractérisé par la hêtraie. L'étude de la fréquence comparée des espèces de *Xenylla* sur ces deux versants donne les résultats suivants :

	F/atlantique	F/méditerranée
Groupe I		
X. brevicauda	0	20
maritima	5	32,5
schillei	1,6	5
xavieri	5	15
Groupe II		
X. grisea	10	0
tullbergi	20	0

• Le même déterminisme ressort à une échelle beaucoup plus grande de l'analyse mathématique de la distribution des espèces sur un rocher, opposant le microversant sud au microversant nord sur le plateau granitique du Sidobre (Tarn) (Bonnet, Cassagnau, Izarra, 1970).

X. tullbergi (II) vit essentiellement au nord et à l'est sur pente faible peu drainée, mais ne pénètre pas sur le flanc sud beaucoup plus raide. *X. xavieri* (I) est plus expansive mais disparaît dans les relevés horizontaux les plus humides au sommet du rocher. Elle est la seule à coloniser le flanc sud, à faible teneur en eau.

• Dans les Pyrénées Centrales (Cassagnau, 1961), *Xenylla brevicauda* et *X. schillei* (I) sont respectivement des espèces constantes et accessoires de la Synusie 17 considérée comme la plus xérophile du Massif du Néouvielle et comprenant entre autre *Anurophorus clavipilus* et *Uzelia setifera* qui sont parmi les plus anectoxères (Sensu Travé, 1963) des Collemboles. *X. tullbergi* (II) par contre est caractéristique de la Synusie 15 des mousses et lichens en sous-bois, nettement moins exposée aux fluctuations hygro-thermiques que la précédente.

Ajoutons à celà que l'espèce qui présente le grain secondaire le plus développé, *Xenylla humicola,* vit en contact avec l'eau et est souvent récoltée dans les dérives par les hydrobiologistes.

Une étude récente portant sur l'hétérogénéité de l'ornementation épicuticulaire des *Xenylla* (Massoud et Thibaud, 1979) ne fait pas mention des différences de répartition des deux types d'espèces. Les auteurs affirment même que « les espèces des deux groupes vivent indifféremment dans toutes sortes de biotopes ». Il va sans dire que nous ne les suivrons pas dans leur conclusion.

— Les *Isotomidae* à grain secondaire :

Les seuls Isotomidae à présenter un grain secondaire tout à fait comparable à celui des Poduromorphes sont les suivants :

Jestella siva Najt 1977.

Coloburella zangherii (Denis) 1924 (= *vandeli* Cas. Del. 1951),
linnaniemii (Denis) 1926,
cassagnaui Rusek 1972,
simplex (Denis) 1929 (= *armata* Stach 1947).

Pachyotoma crassicauda (Tullberg) 1871,
sphagneticola Bagnall 1949,
caucasica (Stach) 1947,
topsenti (Denis) 1948 (= *revilliodi* (Gisin) 1949),
curva (Gisin) 1949,
recta (Stach) 1929,
ultonica (Carpenter) 1911 (Stach 1947),
granulata (Stach) 1947,
stricta (Yosii) 1937.

Jestella siva vit dans les rizières et au bord des eaux dans les vallées népalaises. Les *Coloburella* habitent les mousses humides et les humus froids en plaine ou en montagne. Quant aux *Pachyotoma,* ils sont presque toujours liés à des faciès inondés, tourbeux ou marécageux. Ce n'est sans doute pas un hasard si leurs points communs sont à la fois une forte hygrophilie et la différenciation de grains secondaires sur les tergites.

III. — LA MALLÉABILITÉ DU GRAIN TÉGUMENTAIRE ET LES PHÉNOMÈNES DE DÉDIFFÉRENCIATION

La transformation au cours de la vie de l'individu de l'architecture épicuticulaire et procuticulaire sous l'influence de facteurs externes ou internes, avec la possibilité de revenir au type de départ, est une démonstration irréfutable des potentialités adaptatives du tégument. Un premier exemple sera développé ci-dessous : la dédifférenciation réversible des téguments chez les *Hypogastrura,* les *Deutonura* et les *Coloburella.*

A) **Dédifférenciation du grain secondaire chez** *Hypogastrura boldorii* *.

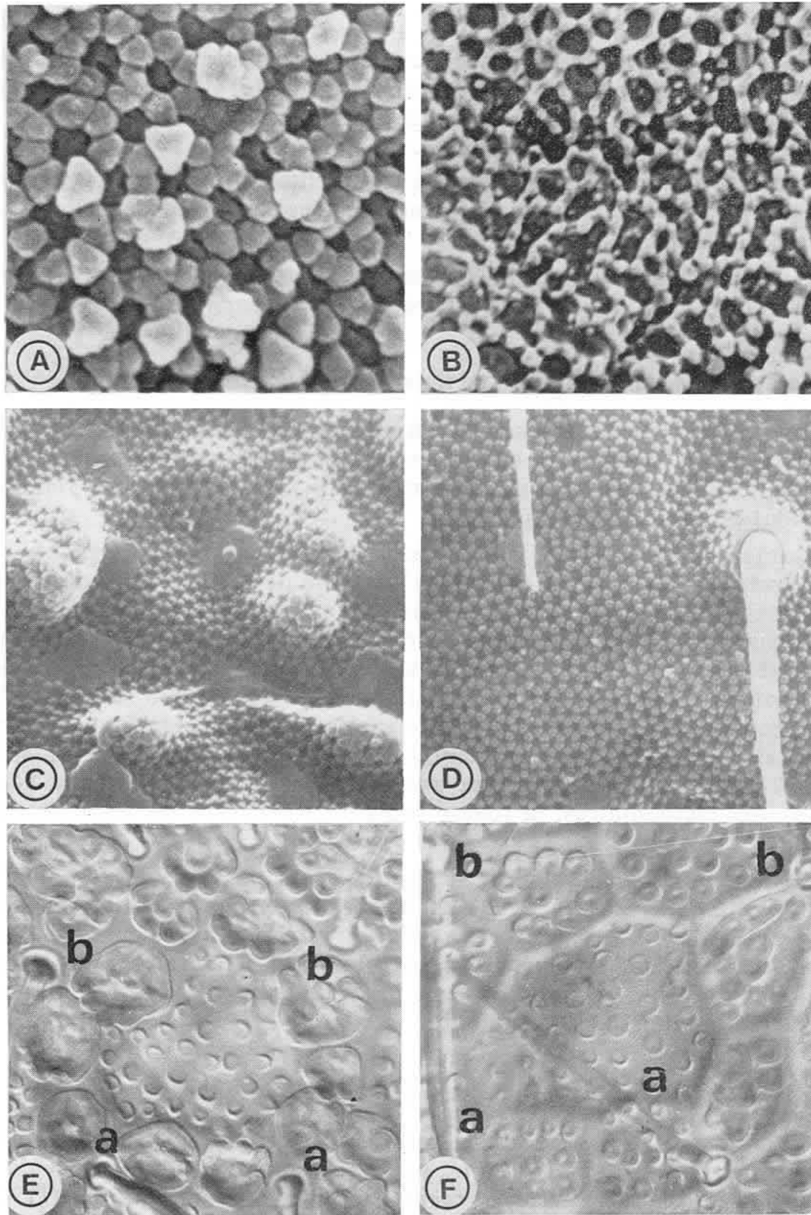
Il se produit d'abord un aplatissement des grains secondaires mais les gros grains primaires disposés à leur sommet persistent sur une épicuticule plate, un peu comme chez *Proctostephanus stuckeni* (Pl. II, A). Les gros grains primaires disparaissent ensuite, l'épicuticule reprenant alors la structure de base classique en hexagones de six grains. Le phénomène peut se poursuivre dans deux directions :

— Soit les grains primaires s'abaissent et se jouxtent, l'alvéole central devenant très réduit, comme ce que l'on peut observer chez les *Vertagopus.*

— Soit les grains primaires diminuent de taille et finissent par se confondre avec la couronne qui s'épaissit corrélativement. L'architecture en rosette tend à disparaître pour laisser la place à un réseau d'anneaux un peu comparable à ceux que l'on observe chez diverses espèces de *Folsomia* (Pl. II, B). Dès que s'amorce le processus de dédifférenciation les soies se raccourcissent et présentent des denticulations. A faible grossissement l'animal apparaît sombre et luisant, tout à fait comme les *Xenylla* dépourvus de grain secondaire. Ce phénomène peut apparaître dans toutes les populations d'*Hypogastrura boldorii* et uniformément sur tout le corps sauf sur la tête où le tégument normal persiste.

Cependant il affecte préférentiellement des individus maintenus en élevage dans des conditions défavorables (manque d'aération, déficit de nourriture...), des adultes âgés en fin de cycle biologique ou des individus ayant subi des traitements particuliers (fumigations de précocène, anti-hormone juvé-

* A la suite de GISIN (1960) nous avions adopté en 1964 la synonymie *Hypogastrura tullbergi* Schaeffer 1900 = *H. boldorii* Denis 1931. Une étude récente (NAJT, DALENS et DEHARVENG, 1984) a montré que *H. tullbergi* était une espèce bien distincte de *boldorii* sensu Denis et que la plus grande confusion régnait quant au statut taxonomique des formes décrites dans le complexe *tullbergi* après 1931. Nous sommes donc revenus à notre conception de 1956, en attendant qu'une éventuelle étude sérieuse lève les ambiguités taxonomiques attachées à ces formes.



PL. II : *H. boldorii* ; dédifférenciation du grain secondaire ; il persiste un grain primaire hypertrophié par rosette de 6 (comparer avec la photo I A) (× 17000). B, *H. boldorii* ; autre type de dédifférenciation avec soudure irrégulière des grains primaires en anneau autour de l'alvéole (× 14000). C, *Coloburella zangherii* ; tégument normal montrant les « boutons » épicuticulaires et le grain secondaire irrégulièrement développé (× 11000). D, *C. zangherii* ; tégument dorsal d'un mâle dédifférencié ; disparition du grain secondaire (× 11000). E, *Deutonura phlegraea* ; détail du tubercule antenno-frontal d'un individu normal ; on remarquera la plage centrale de grains secondaires entourée des 11 papilles de grain tertiaire (× 700). F, *D. phlegraea* ; détail du tubercule antenno-frontal d'un individu dédifférencié ; les zones périphériques montrent un grain secondaire banal, ce qui permet d'apercevoir par transparence les réticulations procuticulaires sous-jacentes (Interferentiel Nomarski ; a, b : soies céphaliques a et b × 700) (A, B, C, D : clichés LAUGA ; E, F : clichés CASSAGNAU).

nile par exemple). On peut donc penser que ces altérations sont le reflet de perturbations physiologiques apparaissant sous l'effet de carences diverses ou de modifications de l'équilibre endocrinien. Nous manquons de données physiologiques pour étayer ces arguments.

Il faut souligner aussi que le grain tégumentaire reprend son architecture normale si les individus, tout au moins les jeunes, sont replacés dans des conditions optimales d'élevage.

Des phénomènes comparables ont été observés dans les élevages de diverses autres espèces d'*Hypogastrura* et de *Ceratophysella*.

B) **Dédifférenciation du grain tertiaire chez les** *Deutonura*.

Dans les élevages de Neanurinae où ne sont pas maintenues des conditions de vie proches de l'optimum, apparaissent des individus plus sombres et plus luisants que les autres, qui ne tardent pas à mourir si on ne rétablit pas rapidement de meilleures conditions.

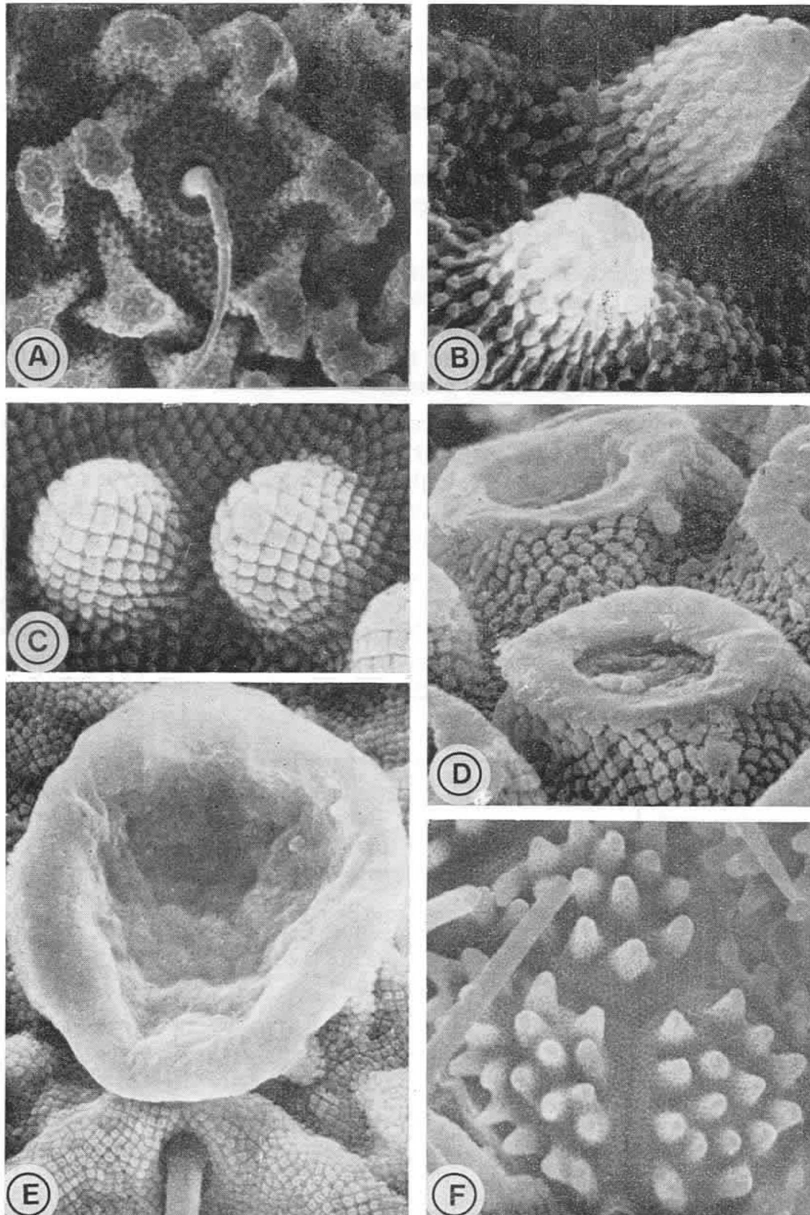
L'examen microscopique révèle des altérations tégumentaires se traduisant essentiellement par une réduction de taille des grains secondaires et tertiaires, sans jamais aller toutefois aussi loin que ce qui a été décrit chez les *Hypogastrura*. Le grain tertiaire au niveau des tubercules élémentaires tend à se dédifférencier et à reprendre la taille des grains secondaires adjacents. Ce phénomène est particulièrement visible lorsqu'il y a juxtaposition de zones à grain secondaire et de zones à différenciation de grain tertiaire, comme sur le tubercule céphalique antennofrontal de *Deutonura phlegraea*. On sait que chez cette espèce, si la plus grande partie de l'aire interoculaire est couverte de tubercules élémentaires, la région centrale a conservé un grain secondaire typique.

Les photos II E et F montrent la structure classique chez un individu normal récolté dans la nature (E) et l'homogénéisation du grain périphérique chez un individu d'élevage (F). La dédifférenciation du tégument chez les Collemboles peut donc se faire aussi bien du grain III vers le grain II que du grain II vers le grain I. Pour l'instant les raisons profondes de telles altérations réversibles nous sont inconnues.

C) **Dédifférenciation du grain secondaire chez** *Coloburella zangherii*.

Coloburella zangherii est une des rares espèces d'Isotomidae pourvue de grains secondaires du type classique (cf. plus haut). Ces grains sont de taille variable d'un individu à l'autre, et même sur un même individu (Pl. II, C). On rencontre en outre çà et là sur l'épicuticule des boutons plus ou moins circulaires, lisses, peut-être dus à la coalescence de grains primaires, mais dont la signification nous échappe.

Cette espèce est très fréquente dans le Sud-Ouest de la France, jusqu'à 1 500 à 1 600 m d'altitude dans les Pyrénées. Elle vit essentiellement dans les mousses sur troncs d'arbres et sur rochers, et manifeste une hygrophilie certaine. En élevage, il est fréquent de voir apparaître des individus très pigmentés et luisants, à grain secondaire surbaissé ou absent, très comparables aux individus dédifférenciés décrits précédemment chez les *Hypogastrura*. Il arrive



PL. III : A, *Gamachorutes verrucosus*, grain secondaire en papilles composites sclérifiées à l'apex (× 5000). B, *Gnatholonche* sp., grain secondaire en digitations coniques, grain primaire classique à large alvéole (× 5500). C, *Nepalimeria dal*, grain secondaire de type compact et grain primaire pavimenteux (× 5250). D, *Singalimeria pachyderma*, grain secondaire géant à apex sclérifié cratériforme et à grain primaire pavimenteux (× 5950). E, *Synameria miranda*, grain secondaire géant en vasque, à surface ponctuée, à grain primaire pavimenteux (× 6200). F, *Deutonura phlegraea*, détail d'un tubercule céphalique. On notera l'invagination de la cuticule au niveau des réticulations sous-jacentes séparant chaque « tubercule élémentaire » (× 2000). (A, B, C : clichés NAJT ; D, E, F : Clichés LAUGA).

de rencontrer de tels individus dans la nature, de façon irrégulière et en petit nombre. Ce sont des jeunes ou des adultes des deux sexes.

Mais l'examen d'un grand nombre de relevés devait nous permettre de constater que ce phénomène se généralisait dans certains cas et uniquement chez les mâles.

Dans le bassin aquitain les colonies se maintiennent tout au long du cycle saisonnier mais avec une nette raréfaction des individus lors des périodes les plus froides et pendant la sécheresse estivale.

La principale période de reproduction se situe au printemps à partir des mois de mars ou avril. On voit apparaître alors des mâles à téguments dorsaux lisses et très luisants, très faciles à identifier sur le vivant, à grain secondaire dédifférencié (Pl. II, D), qui ne tardent pas en élevage à réacquérir au cours d'une mue, leurs téguments granuleux d'origine.

L'étude histologique montre que ces *mâles dédifférenciés sont tous en fin de spermiogenèse* (fin de la phase 5 et phase 6, dans la chronologie proposée par LAUGA-REYREL en 1977) : les vésicules séminales sont bourrées de globules nourriciers et de spermatozoïdes ; la vésicule éjaculatrice, à son maximum de développement, contient presque toujours un spermatophore en voie de formation.

Les mâles normaux sont toujours en début de spermatogenèse (phase 1 à 5), à vésicule éjaculatrice involuée. Nous donnons ci-dessous quelques chiffres relatifs à une population que nous suivons depuis de nombreuses années au bois de Preissac (Haute-Garonne) dans la proche banlieue de Toulouse.

Date du prélèvement	Nombre d'individus examinés	% d'individus à grain secondaire normal (♂, ♀ et juvéniles)	% d'individus à grain dédifférencié (♂)
10.3.1952	40	66,5 (tous ♀)	32,5
10.11.1962	50	100	0
27.10.1964	75	97	3
16.12.1964	70	100	0
6.3.1965	30	100	0
29.4.1965	80	50 (tous ♀)	50
20.10.1983	170	94,5	5,5
17.4.1985	160	70	30

La dédifférenciation du grain secondaire des mâles de *Coloburella zangherii* peut donc être interprétée comme un phénomène passager de type *épitoque* caractérisant la phase de production et de dépôt des spermatophores, liée à l'activité rythmique de la gonade pendant la période de reproduction.

Il est possible que ces phénomènes soient en rapport avec un changement dans l'équilibre endocrinien lors de la spermatogenèse. Des recherches en cours sur le rythme d'activité des corps allates doivent pouvoir nous éclairer sur ce problème.

IV. — LA MALLÉABILITÉ DU GRAIN TÉGUMENTAIRE LORS DE L'ÉCOMORPHOSE

Les transformations observées au niveau de la cuticule lors de la crise écomorphique vont toujours dans le sens d'une différenciation plus poussée des structures, différenciation réversible lors de la sortie de l'écomorphose ; l'évolution à partir du tégument normal va donc en sens contraire de la dédifférenciation vue précédemment.

A) **Manifestation de l'écomorphose au niveau de la cuticule chez les** *Hypogastrura*

Les transformations les plus spectaculaires du grain tégumentaire s'observent chez *Hypogastrura manubrialis, acuminata, boldorii.* C'est surtout cette dernière espèce qui nous a servi de modèle en raison de la richesse de ses populations et de l'existence de deux formes écomorphiques successives B et C, qui ont permis d'aborder la crise écomorphique suivant des approches variées (CASSAGNAU, 1952, 1956, 1974 b, 1977 ; LAUGA-REYREL, 1983, 1984).

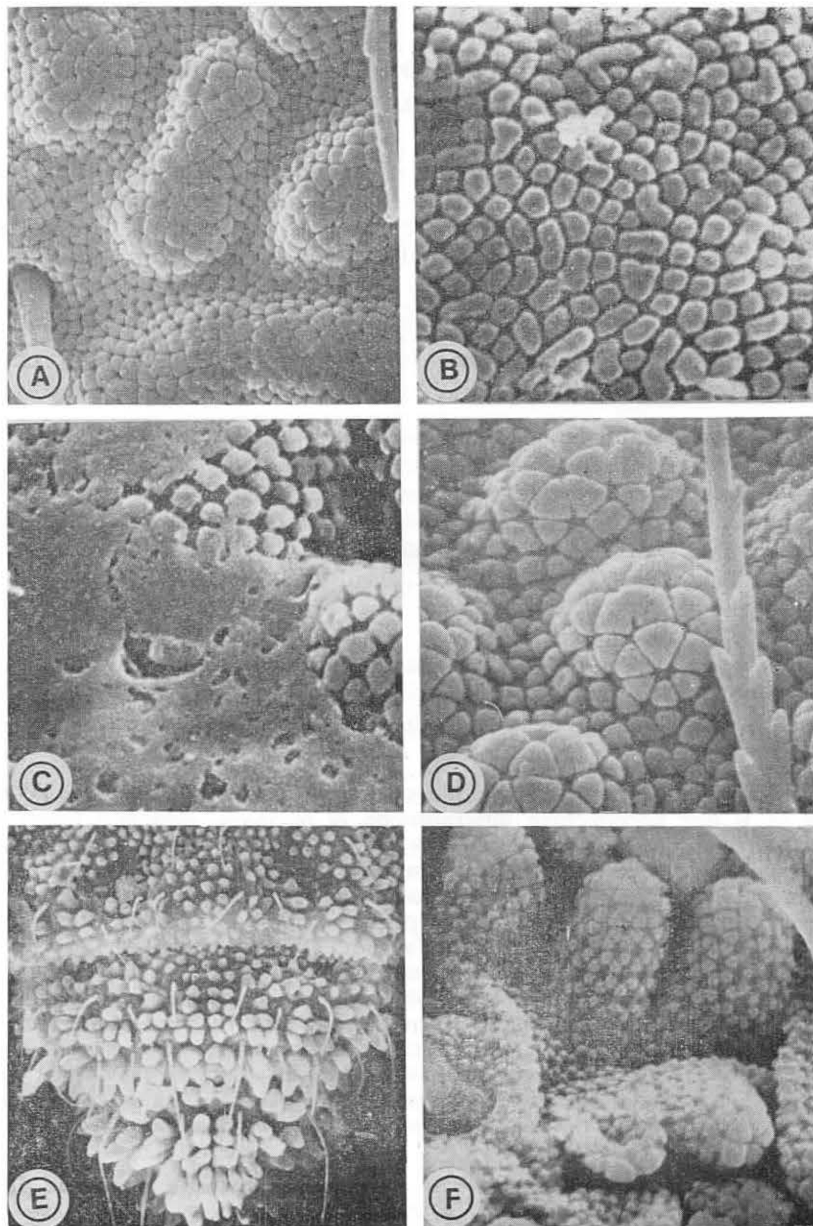
1. *L'architecture de surface.*

Chez *Hypogastrura boldorii,* la forme A possède un tégument typique de Poduromorphe : grain secondaire classique formé à partir d'un grain primaire en rosettes hexagonales (Pl. I, A), réparti de façon régulière sur toutes les zones tergales.

• La première forme écomorphique ou forme B présente sur Abd. IV ou sur Abd. IV et V une architecture différente de la normale, répandue quant à elle sur le reste du corps. Elle est composée de gros grains primaires pavimenteux, allongés ou polygonaux (de taille bien supérieure à ceux de la forme A), reliés entre eux par un réseau étroit et irrégulier de ponts intergranulaires et correspondant à la couronne de l'architecture primitive. Grains et réseau enserrent des alvéoles réduits et de taille irrégulières. L'ensemble a l'aspect d'un dallage irrégulier à gros éléments constitutifs étroitement jointifs (Pl. IV, A et B). Une telle structure correspond à une hypertrophie des grains primaires associée à leur fusion de proche en proche très comparable à ce que l'on rencontre chez les *Tetracanthella* (Pl. I, E). Dans certains cas, la fusion des grains primaires s'accentue au niveau du tergite d'Abd. IV qui se couvre de zones lisses mal délimitées (Pl. IV, C) qui ne sont pas sans évoquer là encore les plages lisses qui se développent à l'arrière des derniers tergites de certaines *Tetracanthella* (Pl. I, F), sans toutefois en avoir la régularité.

• La deuxième forme écomorphique C présente aussi un tégument différent du type A, cette fois sur l'ensemble du corps.

Le tégument présente une alternance de grains primaires et secondaires. Cependant, à la différence de l'architecture A, les grains secondaires sont grands, en forme de mamelons composés d'un grand nombre de rosettes de gros grains primaires (8 à 10 en moyenne) (Pl. IV, D). Cette architecture peut être interprétée comme résultant d'une hypertrophie du grain secondaire entraînant celle des grains primaires constitutifs sans qu'ils soient jamais pavimenteux. Cette structure se rapproche de celle trouvée chez d'autres Poduromorphes, certains néanuriens par exemple.



PL. IV : A, B, *H. boldorii* écomorphique, forme B. Deux aspects des tergites d'Abd. V, montrant le passage du grain primaire pavimenteux à des aires polygonales composites (× 18000 et × 16000). C, *H. boldorii* écomorphique forme B. Formation de plages lisses irrégulières par coalescence des grains primaires pavimenteux (× 13000). D, *H. boldorii* écomorphique, forme C ; grains secondaires hypertrophiés et soies crénelées (× 37000). On comparera avec le grain secondaire de la photo I A. E, F ; *Hypogastrura acuminata* écomorphique, forme B ; grain secondaire en papilles digitées sur les trois derniers segments abdominaux à faible (× 1150) et fort (× 11000) grossissement. (A, D : clichés CASSAGNAU - MASSOUD d'après CASSAGNAU 1977 : B, C, E, F : clichés LAUGA).

L'espèce *Hypogastrura manubrialis* a deux formes écomorphiques B et C.

• La forme A présente l'alternance classique de grains primaires et secondaires mais l'ensemble du revêtement tégumentaire est plus épais (Hypogastruridae à « gros grains ») que chez *Hypogastrura boldorii* (Hypogastruridae à « petits grains »).

• La forme B en diffère par le fait que Abd. V et VI portent un grain secondaire très développé en tubercules de tailles et de formes variables mais tous composés d'un grand nombre de rosettes hexagonales de grains primaires.

• La forme C est identique à celle *d'Hypogastrura boldorii.*

Hypogastrura acuminata. Cette espèce comporte une seule forme écomorphique B (qui semble être l'homologue des formes C des deux espèces précédentes).

• La forme A possède un grain tégumentaire identique à celui *d'Hypogastrura boldorii.*

• La forme B en diffère par une hypertrophie spectaculaire du grain secondaire sur Abd. V et VI. Celui-ci, encore plus développé que celui de la forme B d'*Hypogastrura manubrialis,* forme d'énormes papules revêtues de grains primaires triangulaires en rosettes hexagonales et dont la taille croît régulièrement de la base vers le sommet. Plusieurs papules peuvent fusionner à leur base, les sommets restant libres. Selon la nomenclature précédemment exposée, de telles formations correspondraient à de véritables grains tertiaires (Pl. IV, E et F).

Cette exagération du grain secondaire en doigt de gant rencontrée dans les formes B d'*Hypogastrura manubrialis* et *acuminata* rappelle d'assez près l'aspect rencontré chez d'autres Poduromorphes tels que certains Odontellidae ou la plupart des Neanurinae.

2. *Analyse ultrastructurale de la cuticule dans son ensemble.*

Elle a été menée essentiellement chez *Hypogastrura boldorii* (LAUGA-REYNEL, 1984).

• La forme A présente (Pl. V, A) :

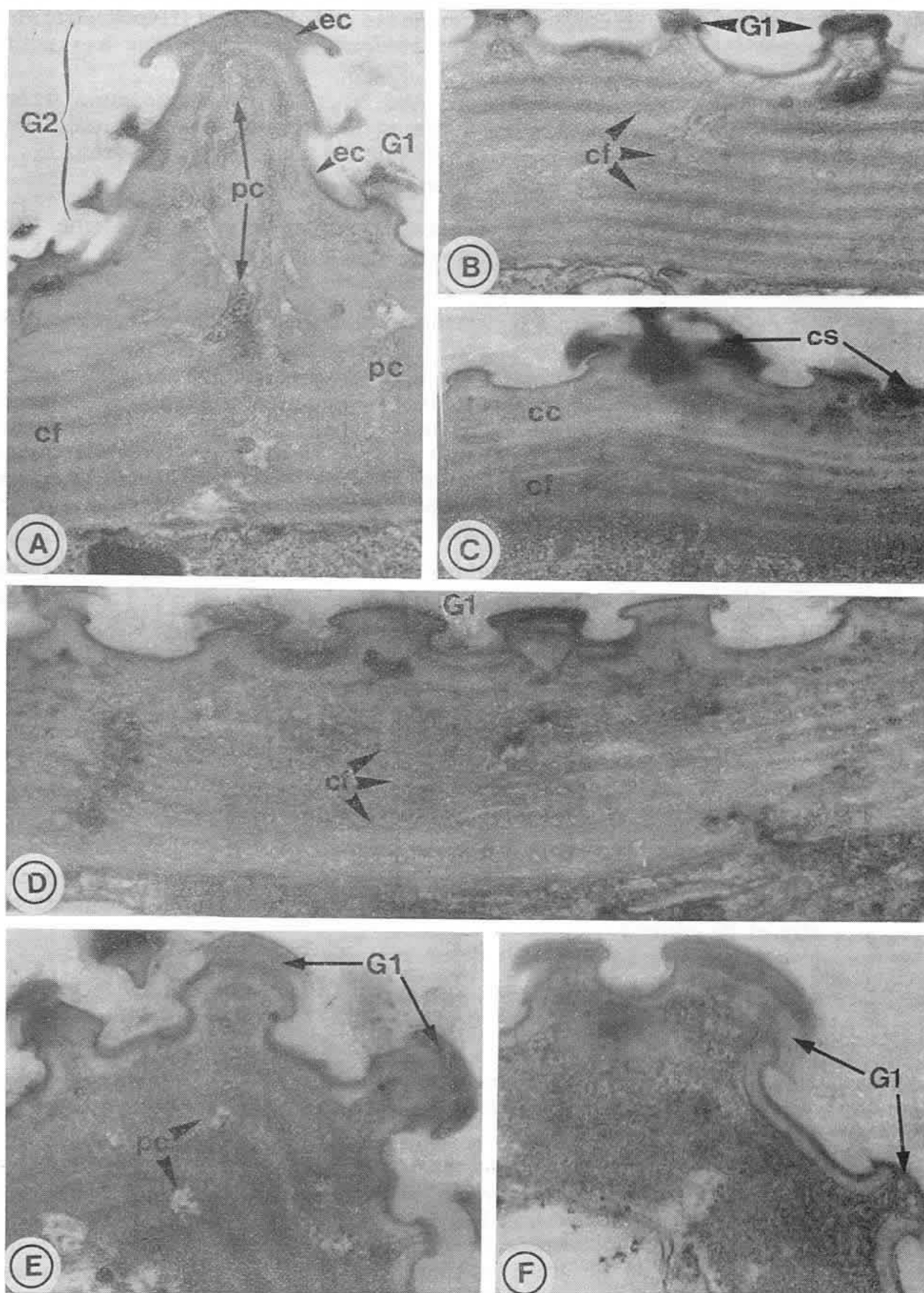
— une épicuticule à double couche
  - une épicuticule externe, opaque aux électrons correspondant à la couche de cuticuline, fine dans cette espèce. Elle supporte des couches de cire et de cément ;
  - une épicuticule interne, peu dense aux électrons ;

— une cuticule chitineuse ou procuticule, constituée dans les zones tergales par la superposition de 7 à 8 couches de fibrilles hélicoïdales emboîtées les unes dans les autres.

Tandis que grain primaire, couronne et alvéole sont des structures épicuticulaires, les couches les plus superficielles de la procuticule participent aussi à la formation du grain secondaire.

Il n'y a pas d'exocuticule classique.

Des pores canaux traversent de part en part la procuticule depuis la surface épidermique jusqu'à l'épicuticule sous laquelle ils s'arrêtent en cul de sac. Dans cette espèce, leur organisation semble liée à celle de l'épicuticule. Il y a un pore canal face à chaque section de grain primaire. Au niveau des grains secondaires, ils forment un large tronc commun dont les arborescences aboutissent au niveau des grains primaires constitutifs. Ils contiennent généralement un matériel d'aspect granulaire et des microtubes. Leur contenu peut-être interprété comme des pro-


ec
G2
pc
ec
G1
pc
cf
A
G1
cf
B
cs
cc
cf
C
G1
cf
D
G1
pc
E
G1
F

jections fines des cellules épidermiques (NOBLE - NESBITT 1963 chez *Podura aquatica*). Ces canaux sont reliés entre eux par un système de canalicules transversaux, visibles dans l'épicuticule. Cette architecture rappelle celle décrite par KRZYSZTOFOWICZ *et al.* (1972) chez *Tetrodontophora bielanensis*.

Ces pores canaux accroissent la porosité du système cuticulaire. La présence d'expansions cytoplasmiques a pour effet une augmentation considérable de la surface épidermique. Ils doivent avoir un rôle fondamental dans l' équilibre des échanges de l'individu avec son milieu. Quand on sait de plus qu'ils sont très développés au niveau des grains secondaires où la procuticule est lâche et au contraire très réduits au niveau des plages composées de grains primaires autour desquels la procuticule est souvent fortement tramée, on peut penser que les échanges sont plus importants au niveau des grains secondaires qu'au niveau des grains primaires.

Pour toutes ces raisons, l'hypothèse est émise que la présence de grains secondaires correspond à la composante hygrophile du tégument, l'architecture en grain primaire représentant la composante xérophile. Ceci va dans le sens de l'analyse exposée précédemment sur le genre *Xenylla*.

La forme A d'*Hypogastrura boldorii* est une forme mésophile typique qui régule très bien son évapotranspiration où la cuticule a un rôle primordial (DALENS et VANNIER, 1979). On peut penser que cette cuticule correspond à une adaptation typiquement mésophile représentée par un heureux équilibre entre les compositions respectives en grains primaires et secondaires.

• La forme B (Pl. V, B, C, D).

Les modifications de l'épicuticule au niveau d'Abd. IV (larges grains primaires) sont corrélatives de changements dans la cuticule profonde.

A l'hypertrophie des grains primaires en surface correspond une cuticule chitineuse comportant 11 à 12 couches de fibrilles extrêmement compactes. Les pores canaux, quand ils existent, sont étroits et ne contiennent pas trace de matériel cytoplamique. Du fait de la grande dimension des grains primaires et de leur promiscuité, les régions intergranulaires sont étroites, souvent comblées d'un matériel opaque aux électrons qui semble correspondre à un excès de matériel cireux et cémentaire. Tous ces dispositifs confèrent à cette cuticule un caractère massif. L'ensemble pourrait bien constituer une barrière efficace susceptible de limiter les échanges de l'individu avec son milieu.

Ces modifications apparaissent dans les formes B au printemps, au moment du changement des conditions écoclimatiques en particulier l'augmentation de la température et de la sécheresse. Elles sont un signe démonstratif des possibilités adaptatives du tégument et composent ici une structure qui peut être interprétée comme plutôt aérophile.

PL. V : Coupes transversales de la cuticule en microscopie électronique chez *Hypogastrura boldorii*. A, forme A. Détail d'un grain secondaire, partie saillante et partie profonde ; aspect particulier du pore canal et de la cuticule fibrillaire en surface (× 33000). B, forme A. Niveau d'une zone à grains primaires seuls ; différentes couches fibreuses de la cuticule (× 33000). C, forme B. Procuticule compacte en surface, fibreuse en profondeur ; épanchement des couches superficielles entre les grains primaires (× 33000). D, forme B. Grande épaisseur des couches fibreuses, gros grains primaires (× 33000). D, forme B. Grande épaisseur des couches fibreuses, gros grains primaires, absence de grain secondaire (× 33000). E, forme C. Niveau d'un grain secondaire avec seulement quatre couches fibreuses épaisses à fibrillation lâche, pores canaux en coupes transversales à contenu granulaire opaque aux électrons (× 25000). F, forme C. Autre aspect de la cuticule d'un grain secondaire (× 29000). Cc : couches compactes de la procuticule ; Cf : couches fibreuses de la procuticule ; Cs : couches superficielles de la cuticule ; ec : épicuticule ; G1 : grain primaire ; G2 : grain secondaire ; pc : pore canal. (A à F : clichés LAUGA).

• La forme C (Pl. V, E, F).

La cuticule chitineuse de la forme C présente aussi un aspect différent de celle de la forme A.

Elle est composée seulement de cinq couches extrêmement lâches de fibrilles hélicoïdales.

Le réseau des pores canaux est bien constitué. Chacun d'entre eux est large et le plus souvent très ramifié au niveau des gros grains secondaires.

On sait que les individus C vivent en profondeur dans des horizons très imbibés et en partie anoxiques. De tels individus n'exercent plus aucun contrôle sur leurs pertes hydriques (DALENS et VANNIER, 1979) ce qui correspondrait à un type hygrophile caractéristique des espèces endogées. Peut-on donc considérer cette cuticule comme représentative d'un tégument hygrophile ? Les caractéristique exposées ici semblent le confirmer. En particulier, l'importance des grains secondaires et des pores canaux y afférant semble aller dans le sens de l'hypothèse de départ.

B) **Le tégument des Isotomidae écomorphes.**

La grande majorité des espèces d'Isotomidae présentant des écomorphoses possèdent en phase A, un grain primaire de type pavimenteux sur les tergites : genres *Isotoma, Proisotoma, Appendisotoma.* Au stade B, unique forme écomorphique, indépendamment des transformations pouvant toucher les soies ou les rides dorsales, s'observent chez certaines espèces surtout sur les derniers tergites abdominaux un élargissement du grain et des soudures à l'origine des plaques plus ou moins polygonales rappelant les structures épicuticulaires des genres les plus xérophiles, comme les *Tetracanthella* (par exemple chez *Isotoma tigrina, graeca, bicolor,* cf. NAJT, 1982).

Chez les *Isotomurus,* le grain primaire est du type primitif légèrement modifié, avec des rosettes de 6 ou de 5 éléments, passant parfois à des plages de grain quadrangulaire (Pl. I, C). La forme écomorphique B nous montre sur les tergites un tassement du grain devenant pavimenteux comme chez les autres Isotomidae avec çà et là quelques cas de soudures (Pl. I, D). Chez *Isotoma tigrina,* on note un accroissement considérable des couches de la procuticule, surtout au niveau du 5e tergite où l'on peut compter jusqu'à 30 à 35 couches (contre 12 à 15 dans la forme A). Corrélativement on assiste à la régression des pores canaux essentiellement limités à la couche la plus profonde de la procuticule (NAJT, 1982). Chez *Isotomurus palustris* les modifications de la procuticule sont comparables à ce qui est observé chez *Isotoma tigrina,* mais avec beaucoup moins d'intensité : 7 à 8 couches pour la forme B, contre 5 à 6 dans la forme A (travail en cours de publication). Toutes ces transformations sont bien sûr réversibles lors de la sortie de l'écomorphose.

V. — **CONCLUSIONS**

La structure de base du tégument des Collemboles Arthropléones est maintenant bien connue : une procuticule plane montrant la superposition de plusieurs couches surmontées d'une épicuticule à l'origine de grains primaires triangulaires groupés en rosettes de 6 autour d'un alvéole, et réunis par des ponts étroits. Elle persiste toujours au moins en certains points du

corps mais les zones tergales présentent la plupart du temps les signes d'une évolution différenciatrice.

Chez les Entomobryomorphes autres que les Isotomidae, il s'ajoute un revêtement dorsal de soies hypertrophiées ou d'écailles, sans modifications fondamentales du grain primaire ni de la procuticule.

Chez les Isotomidae, la tendance générale est au resserrement du grain primaire qui devient pavimenteux, avec des soudures plus ou moins importantes entre les grains jointifs, conduisant à la formation de plaques polygonales irrégulières ou de larges plages lisses, la couche proticulaire restant plane.

Chez les Poduromorphes le soulèvement de la procuticule et l'exagération de certains grains primaires provoquent la formation de grains secondaires augmentant la surface des téguments, ce grain secondaire évoluant en papilles digitiformes groupées en grain tertiaire chez les Neanurinae. Dans quelques cas ce phénomène est corrélatif de l'évolution du grain primaire vers le type pavimenteux.

Si ces trois types de téguments correspondent en gros aux trois directions phylogénétiques reconnues par la systématique, l'analyse plus précise des structures permet d'y voir le résultat d'un processus essentiellement adaptatif.

Il apparaît que l'évolution du grain primaire conduit à des architectures épicuticulaires spécialisées dans le sens d'une anectoxérie de plus en plus poussée, le stade ultime étant réalisé par exemple dans la cuticule plane et lisse des *Uzelia,* sans conteste les plus xérophiles des Collemboles. Le soulèvement de la procuticule en « cloques » (grains secondaires et tertiaires) de plus en plus saillantes doit être interprété au contraire comme la marque d'une tendance à l'hygrophilie, le grain en papilles des *Monobella* nous donnant une bonne image du stade ultime d'une telle évolution. (Les digitations des Uchidanurinae semblent être, à une autre échelle, l'exagération d'une telle tendance).

La combinaison de ces deux processus offre une gamme très diversifiée de patrons tégumentaires impliquant parfois un dosage précis de la composante xérophile et de la composante hygrophile qui permet de mieux comprendre l'amplitude considérable de l'éventail écologique rencontré chez les Arthropléones.

Mais la labilité de certains équilibres souligne encore plus nettement l'aspect adaptatif des phénomènes impliqués ici. Les exemples de cette labilité sont de trois types :

1. La possibilité pour un tégument de type poduromorphe de revenir de façon pérenne (spéciation chez les *Xenylla*), ou temporaire (dédifférenciation pathologique ou écologique) vers le type primitif de base.

2. La possibilité pour un tégument de type primitif de se différencier dans un contexte écologique précis, dans une direction autre que celle que laisserait prévoir la place systématique des formes concernées (grain secondaire des Isotomidae hygrophiles).

3. La possibilité pour un tégument, au sein d'une même espèce, d'évoluer lors de l'écomorphose soit vers le type Isotomidae par hypertrophie du grain

primaire, soit vers le type Neanurinae par exagération du grain secondaire, c'est-à-dire d'osciller à partir d'une structure mésophile entre une morphologie de type xérophile et une de type hygrophile. L'exemple de *Hypogastrura boldorii* est particulièrement démonstratif à cet égard.

On ne doit donc pas perdre de vue le caractère malléable de l'architecture tégumentaire mais préférer dans l'analyse phylétique des genres et des espèces des critères offrant moins de prise à l'influence des facteurs écologiques, même si de façon globale évolution phylogénique et adaptation peuvent se confondre dans la mise en place des structures fondamentales.

Résumé

Les auteurs passent tout d'abord en revue les divers types de téguments rencontrés chez les Collemboles Arthropléones et rappellent le rôle joué d'une part par l'épicuticule dans la formation de grains primaires, d'autre part par le soulèvement de la procuticule lors de l'apparition des grains secondaires et tertiaires.

Ils montrent ensuite que les divers types ne coïncident pas de façon absolue avec les coupures systématiques, mais sont surtout liés aux facteurs écologiques ; l'évolution du grain primaire caractérise essentiellement les lignées à tendance xérophile ; l'apparition et l'éxagération du grain secondaire puis tertiaire sont liées au mode de vie hygrophile. La signification adaptative de l'architecture cuticulaire est soulignée de façon spectaculaire par l'existence de phénomènes réversibles d'origine écologique au cours de la vie de certaines espèces : dédifférenciation des grains secondaires et tertiaires, transformation du grain primaire et exagération du grain secondaire lors des écomorphoses.

Summary

Adaptative Significance of Cuticular Architecture in the Arthropleona Collembola

The authors investigate the different integuments of the Arthropleona Collembola. They explain the part of the epicuticle in the formation of primary granules and this of the procuticle in the formation of secondary and tertiary granules.

Then, they show, that the different types are not always in relation to systematic criters but more often with ecological factors: the evolution of the primary granule characterizes essentially the xerophilic offsprings; the apparition and the prominence of secondary and tertiary granules are more related to hygrophilic way of life.

The adaptative significance of cuticular organization is enhanced by the existence of reverse phenomenons related to ecological factors during the life of some species: dedifferentiation of secondary and tertiary granules, modification of primary granule and prominence of secondary granule during ecomorphosis.

Bibliographie

Betsch (J. M.) & Betsch-Pinot (M. C.), 1984. — Contribution à l'étude des *Sminthurus* (Collembola, Symphypleona). *Annls Soc. r. Zool. Belg.*, **114**: 71-81.

Bonnet (L.), Cassagnau (P.) & Izarra (D. C. de), 1970. — Étude écologique des Collemboles musicoles du Sidobre (Tarn). II/Modèle mathématique de la distribution des espèces sur un rocher. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **106**: 127-145.

CASSAGNAU (P.), 1952. — Faune française des Collemboles. I/Quelques nouveaux Poduromorphes méridionaux. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **87**: 305-312.

CASSAGNAU (P.), 1956. — Modifications morphologiques expérimentales chez *Hypogastrura boldorii* Denis (Collembole). *C.R. Acad. Sc. Paris*, **243**: 603-605.

CASSAGNAU (P.), 1961. — *Écologie du sol dans les Pyrénées Centrales. Les Biocénoses de Collemboles.* Paris, Hermann Édit. : 1-235.

CASSAGNAU (P.), 1965. — Écologie édaphique de la Montagne Noire, basée sur les groupements de Collemboles. *Rev. Écol. Biol. Sol*, **2**: 339-375.

CASSAGNAU (P.), 1974 a. — Les Collemboles des mousses *in* « *Quelques aspects de la faune des mousses* », C.R.D.P. Clermont-Ferrand : 55-69.

CASSAGNAU (P.), 1974 b. — *Adaptation écologique et morphogenèse : les écomorphoses. IXe Cong. Naz. Entom. ital. Sienna* : 227-244.

CASSAGNAU (P.), 1977. — Quelques problèmes relatifs aux critères spécifiques et à la spéciation chez les Collemboles *in* : « Les Problèmes de l'espèce dans le règne animal. *Mém. Soc. Zool. Fr.*, **39**: 57-93.

CASSAGNAU (P.), 1978. — Un nouveau genre de Collemboles Neanuridae du Sud de la péninsule ibérique : *Gamachorutes* n.g. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **114**: 17-26.

CASSAGNAU (P.), 1984. — Introduction à l'étude des Phylliomériens (Collemboles Neanurinae) : diagnoses préliminaires des espèces. *Trav. Lab. Écob. Arthr. édaph. Toulouse*, **4**: 1-30.

CASSAGNAU (P.) & LAUGA-REYREL (F.), 1984. — L'architecture cuticulaire des Collemboles Neanurinae : présence d'un endosquelette superficiel chez certains d'entre eux. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **299** (III): 591-596.

CASSAGNAU (P.) & RAYNAL (G.), 1964. — Contribution à la connaissance des écomorphoses. I/Développement comparé de deux races d'*Hypogastrura tullbergi* (Collembole Poduromorphe). *Rev. Écol. Biol. Sol*, **1**: 1-20.

DALENS (H.) & VANNIER (G.), 1979. — Écomorphose et rétention hydrique chez le Collembole *Hypogastrura tullbergi* (Schaeffer). *C.R. Acad. Sc. Paris*, **289**: 931-933.

GISIN (H.), 1960. — Collembolen fauna Europas. *Mus. Hist. Nat. Geneve*, 1-312.

HALE (W. G.) & SMITH (A. L.), 1966. — Scanning Electron Microscope studies of cuticular structures in the genus *Onychiurus* (Collembola). *Rev. Écol. Biol. Sol*, **3**: 343-354.

KRZYSZTOFOWICZ (A.), KLAG (J.) & KOMOROWSKA (B.), 1972. — The fine structure of the cuticle in *Tetrodontophora bielanensis* (Waga), Collembola. I. *Acta biologica Cracov.*, sér. Zoologia, **15**: 113-119.

LAUGA-REYREL (F.), 1977. — Contribution à l'étude du cycle biologique saisonnier de *Neanura monticola* (Collembole) : aspects histologiques. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **113**: 83-124.

LAUGA-REYREL (F.), 1983. — *L'écomorphose chez Hypogastrura tullbergi (Collemboles) : manifestations cytophysiologiques et déterminisme endocrinien. Thèse d'État, Toulouse*, n° 1081.

LAUGA-REYREL (F.), 1984. — Aspect histophysiologique de l'écomorphose. III/Étude ultrastructurale des modifications cuticulaires d'*Hypogastrura tullbergi* (Collemboles). *Ann. Sc. Nat. Zool., 13e série*, **6**: 71-100.

LAWRENCE (P. N.) & MASSOUD (Z.), 1973. — Cuticle structures in the Collembola (Insecta). *Rev. Écol. Biol. Sol*, **10**: 77-101.

LEE (B. H.), 1983. — A New Subfamily Caputanurinae with two New Species of Neanurid Collembola from Korea and the Evolutionary Consideration. *The Kor. j. of Entom.*, **13**: 27-36.

MASSOUD (Z.), 1969. — Étude de l'ornementation épicuticulaire du tégument des Collemboles au microscope électronique à balayage. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **268**: 1407-1409.

MASSOUD (Z.) & BARRA (J. A.), 1980. — Interprétation ultrastructurale de la microsculpture épicuticulaire des Collemboles Entomobryomorphes (Aptérygotes). *Rev. Écol. Biol. Sol*, **17**: 251-260.

MASSOUD (Z.) & THIBAUD (J. M.), 1979. — Discussion sur l'hétérogénéité de l'ornementation épicuticulaire chez les *Xenylla* (Collemboles Hypogastruridae). *Rev. Écol. Biol. Sol*, **16**: 535-539.

NAJT (J.), 1977. — Un nouveau genre de Collembole Isotomidae du Népal : *Jestella siva* n.g., n.sp. *Nouv. Rev. Ent.*, **8**: 363-375.

NAJT (J.), 1982. — *Contribution à l'étude du phénomène d'écomorphose chez les Collemboles Isotomidae. Thèse d'État, Toulouse*, n° 1042.

NAJT (J.), DALENS (H.) & DEHARVENG (L.), 1984. — Notes sur la biologie, le polymorphisme et le statut taxonomique de quelques populations d'*Hypogastrura* du sous-groupe *tullbergi*. *Rev. Écol. Biol. Sol.* **21**: 395-413.

NOBLE-NESBITT (J.), 1963. — The fully formed intermoult cuticle and associated structures of *Podura aquatica* (Collembola). *Quart. J. micr. Sci.*, **104**: 253-270.

TRAVÉ (J.), 1963. — Écologie et Biologie des Oribates (Acariens) saxicoles et arboricoles. *Vie et milieu*, **14**: 1-267.

WILLEM (V.), 1900. — Recherches sur les Collemboles et Thysanoures. *Mém. Acad. r. Sc. Belg.*, **58**: 1-144.